

绿僵菌药后草原蝗虫种群空间分布型研究

宋树人, 张泽华*, 高松, 农向群, 王广君

(中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100081)

摘要: 综合多个聚集度指标对绿僵菌药后田间蝗虫和僵虫的空间分布型进行了研究。结果表明: 施药后不同时间随蝗虫种群密度的减小, 处理区残虫的分布型呈现聚集-随机交错变动, 僵虫的空间分布型为聚集分布。采用 Taylor 幂法则和改进的 Iwao 模型分析表明, 整个调查时段处理区残虫、僵虫的空间分布均为聚集分布。推测认为, 药后蝗虫点片状死亡, 部分地片相对密度较高, 残虫分布型趋向聚集; 自然消除作用使僵虫密度很低, 低密度下取样产生大量空样本, 僵虫的分布型产生聚集假象。

关键词: 草原蝗虫; 生物防治; 绿僵菌; 疾病流行; 种群; 空间分布; 聚集分布

中图分类号: Q968.1 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2008)08-0883-06

Spatial distribution of grasshopper populations under control by *Metarhizium* oil liquid

SONG Shu-Ren, ZHANG Ze-Hua*, GAO Song, NONG Xiang-Qun, WANG Guang-Jun (State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: The spatial distribution of residual grasshoppers and cadavers following control by *Metarhizium flavoviride* oil spray were surveyed and analyzed with some indexes comprehensively at different sample intervals, and the results were further verified with Taylor's power law and the improved Iwao's regression method. The results showed that the spatial pattern of residual grasshoppers had the characteristics of mixed patterns of regular aggregation and random distribution with the decrease of population density, while cadavers were in aggregated pattern of distribution at different sample intervals. The analysis of Taylor's law and improved Iwao's patchiness showed that the spatial pattern of residual grasshoppers and cadavers were all in aggregated distribution pattern during the whole investigation period. It is inferred that different reduced degrees of densities in some plots after *Metarhizium flavoviride* oil spray caused the aggregated distribution of residual grasshoppers while cadavers showed a false appearance of aggregated distribution due to lower density and less sampling numbers.

Key words: Grassland grasshoppers; biological control; *Metarhizium flavoviride*; epizootiology; population; spatial distribution; aggregated distribution

LUBILOSA (Lutte Biologique Contre les Locustes et les Sauteriaux) 历经 10 多年的努力, 开发了绿僵菌防蝗制剂及其使用技术。研究表明绿僵菌对蜥蜴、鸟类、哺乳动物和人类安全对天敌昆虫步甲、寄生蜂、寄生蝇的寄生率低 (Siegel, 1997; FAO, 1998; Smits *et al.*, 1999; Peveling *et al.*, 1999)。非洲、澳大利

亚、巴西等国家已经大规模的利用绿僵菌进行蝗虫防治 (Hooper *et al.*, 1995; Price *et al.*, 1997; Magalhães *et al.*, 2000), 我国应用其防治草原蝗虫和东亚飞蝗也取得了良好的效果 (张泽华等, 2000; 雷仲仁等, 2003)。对比化学农药, 绿僵菌杀虫速度较慢, 但是绿僵菌孢子在野外条件下可以长期存活,

基金项目: 国家科技支撑计划 (2006BAD16B04-1); 科技部农业科技成果转化资金项目 (2007GB23260405); 国家外国专家局引推项目 (Y20070326006)

作者简介: 宋树人, 男, 1980 年生, 内蒙古赤峰人, 硕士研究生, 主要从事草地蝗虫生态学研究, E-mail: sshuren@163.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lghcc@263.net

收稿日期 Received: 2008-02-29; 接受日期 Accepted: 2008-05-04

持续侵染蝗虫,这种长效性是化学农药所无法比拟的(Langewald *et al.*, 1999)。从侵染途径上说,病原绿僵菌对蝗虫的控制效果是一种组合效应(Thomas *et al.*, 1999),施药作业时孢子的直接接触、药后植物上或土壤中病原对蝗虫的二次侵染、感染死亡尸体中孢子的循环,每种致病途径在防效评价中缺一不可。在绿僵菌疾病的流行中,由于病原本身没有主动寻找寄主的能力,染病蝗虫、死亡僵虫既是病原的载体又是感染源,它们在田间的散布状态,影响疾病的发展和流行。本文将从昆虫疾病流行病学角度,对施用绿僵菌后田间残存蝗虫及染病致死僵虫的空间分布进行初步探讨。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验在内蒙古锡林郭勒盟多伦县进行,该点位于东经 116°41′、北纬 42°27′,海拔 1 380 m。气候属于中温带半干旱大陆性气候,年平均温度 1.6℃,月份平均温度范围从 1 月的 -18.3℃到 7 月 18.5℃,年平均降水量 385 mm,多集中于 7, 8 两月份。试验地土质为栗钙土。主要植被类型为典型草原,群落以羊草 *Leymus chinensis*、大针茅 *Stipa* spp. 为建种群,冰草 *Agropyron cristatum*、冷蒿 *Artemisia frigida*、糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*、披碱草 *Elymus dahuricus* 等为优势种。

试验区内蝗虫群落优势种为毛足棒角蝗 *Dasyhippus barbipes*、宽须蚁蝗 *Myrmeleotertix palpalis*、白边雏蝗 *Chorthippus albomarginatus*、北方雏蝗 *C. hammarstroemi*、条纹鸣蝗 *Mongolotettix japonicus*; 伴生种为轮纹异痂蝗 *Bryoderrella tuberculatum dilutum*、短星翅蝗 *Calliptamus abbreviatus*、宽翅曲背蝗 *Paracryptera micropatera meridionalis*、小翅雏蝗 *C. fallax*、红腹牧草蝗 *Omocestus haemorrhoidalis*。

1.2 试验材料

供试绿僵菌孢子粉由中国农科院植保所生产,每克含 5×10^{10} 个孢子。绿僵菌油剂用液体石蜡,按照每 1 000 mL 石蜡油加入 100 g 绿僵菌孢子粉配成绿僵菌油剂。施药器械采用 WS-5CD 型手持式电动超低容量喷雾器(山东卫士植保机械有限公司生产)。

1.3 田间喷雾

在试验场内平坦开阔、植被均一的地带划定 200 m × 200 m 正方形小区 2 个,分别作为绿僵菌油剂处理区和未施药的空白对照区,2 个小区间隔

距离大于 200 m。施药作业时选择喷雾器的黑色液滴限制管,药剂流速 15 mL/min,用量 1.5 L/hm² (含 7.5×10^{12} 个孢子)。喷雾时步行方向垂直风向,喷雾宽幅 5 m,步行速度 2 m/s。对照区不做任何处理。

2 调查与分析方法

2.1 抽样调查

镶铁网的铝框(1 m × 1 m)联结呈“L”型可转动的样扇,两人各持一样扇,间隔 5 m 平行行走,样点处对合成四周封闭的样框,记录框中蝗虫和僵虫的种类、数量。取样时步态轻盈,样扇对合迅速,尽量减少对蝗虫的惊扰。样区内采用“Z”字型抽样法,每次取样 50 个,样距 10 m。从 2007 年 6 月 30 日开始至 8 月 26 日为止,施药前调查 1 次,施药后每隔 5 d 1 次,共调查 9 次。

2.2 空间分布型指标及判断方法

对每次调查的资料分别统计平均虫口(僵虫)密度 m 、方差(变异量) s^2 后,计算扩散系数 C 、 C_A 指数、扩散指标 I_0 、平均拥挤度指数 m^* ,综合多个指标来判断蝗虫种群和绿僵菌致死僵虫的空间格局(丁岩钦, 1994); 并应用 Taylor 幂法则和改进的 Iwao 模型对空间分布型进行检验(徐汝梅等, 1984),应用 Bliackth 提出的聚集均数 λ ,推断引起种群聚集发生的可能原因。

2.2.1 改进的 Iwao 模型: 改进的 Iwao 模型方程为: $m^* = \alpha' + \beta' m + \gamma m^2$, 利用系数 α' , β' , γ 判断空间格局。 α' : 每个基本成分中个体数的分布的平均拥挤度; β' : 低密度下基本成分的相对聚集度; γ : 基本成分的分布的相对聚集度随种群密度变化的速率。

$\alpha' = 0$ 时,分布基本成分是单个个体; $\alpha' > 0$ 时,个体间相互吸引,分布的基本成分为个体群; $\alpha' < 0$ 时,个体间相互排斥。

$\beta' = 1$ 时,随机分布; $\beta' > 1$ 时,聚集分布; $\beta' < 1$ 时,均匀分布。

2.2.2 Taylor 的幂法则: Taylor 的幂法则,根据方差(s^2)与均数(m)之间的关系 $s^2 = am^b$,拟合回归方程: $\lg s^2 = \lg a + b \lg m$,通过方程系数反映聚集度属性。

$\lg a = 0$, $b = 1$ 时,随机分布; $\lg a > 0$, $b \geq 1$,聚集分布; $\lg a < 0$, $b < 1$,均匀分布。

2.2.3 聚集均数 λ : Bliackth 的聚集均数 λ 公式为:

$\lambda = \frac{\bar{x}}{2K} r$; 当 $\lambda < 2$ 时,聚集可能是由于某些环境因素引起,当 $\lambda \geq 2$ 时,聚集由环境条件和自身习性引

起或由其中的一个因素引起。公式中 r 是具有自由度为 $2K$ 时 χ^2 分布函数,即 $r = \chi^2$ 分布表中自由度等于 $2K$ 与 0.5 概率对应处的 χ^2 值; K 为负二项分布 K 值; \bar{x} 为平均密度(m)。

3 结果与分析

3.1 对照区混合种群的聚集度指标及检验

对照区聚集度指标见表 1,不同时间分布型为均匀分布。Taylor 幂系数法拟合后方程为: $\lg s^2 =$

$0.7414\lg m - 0.2384$, 相关系数 $r = 0.7899$, 相关关系显著, $\lg a = -0.2384 < 0$, $b = 0.7414 < 1$, 分布型为均分布。平均拥挤度 m^* 与平均密度 m 的回归分析后,得出改进的 Iwao 模型方程为: $m^* = 8.2324 - 0.9719m + 0.0975m^2$, 相关系数 $r = 0.9768$, 相关关系极显著。其中 $\alpha' = 8.2324 > 0$, 表明个体间相互吸引分布的基本成分为个体群; $\beta' = -0.9719 < 1$, 表明基本成分的空间分布是均匀分布; γ 值较小,说明种群密度的变化对基本成分相对聚集度的影响较小。

表 1 对照区混合种群的聚集度指标

Table 1 Spatial pattern indexes of the grasshoppers mixed population in controlled zone							
药后天数 Days post application (d)	均数 Mean (m)	平均拥挤度 Mean crowding (m*)	扩散型指数 Diffusion index (I _δ)	聚集度指标 Aggregation index (C _A)	扩散系数 Diffusion coefficient (C)	聚集度指数 Mean crowding/Mean (m*/m)	分布型 Distribution pattern
0	12.333	12.508	1.027	0.021	1.259	1.014	聚集 Aggregated
5	11.800	11.412	0.976	-0.029	0.656	0.967	均匀 Even
10	11.476	10.767	0.946	-0.059	0.322	0.939	均匀 Even
15	10.867	10.037	0.930	-0.075	0.182	0.923	均匀 Even
20	11.000	10.715	0.985	-0.021	0.766	0.974	均匀 Even
25	10.067	9.457	0.950	-0.058	0.418	0.939	均匀 Even
30	9.800	9.211	0.949	-0.057	0.440	0.940	均匀 Even
35	8.733	7.954	0.919	-0.087	0.237	0.911	均匀 Even

3.2 处理区混合种群的聚集度指标及检验

处理后残存蝗虫聚集度指标见表 2,分布型在不同时间呈现聚集-随机交错变动,聚集分布的时间多于随机分布。按照 Taylor 的幂法则,得出施药后整个时段的分布型方程为: $\lg s^2 = 0.1190 + 0.8976\lg m$, 相关系数 $r = 0.8054$, 相关关系极显著,其中 $\lg a = 0.1190 > 0$, $b = 0.8976 < 1$ 且趋近于 1,说明种群空间分布为聚集分布,聚集度与种群密度的变化无关。改进的 Iwao 模型分析法,得分布模型方

程为: $m^* = -0.1375 + 1.2362m - 0.0524m^2$, 相关系数 $r = 0.9924$, 相关关系极显著,其中 $\alpha' = -0.1375 < 0$, 表明个体间相互排斥; $\beta' = 1.2362 > 1$, 表明基本成分的空间分布为聚集型; γ 值很小,说明种群密度的变化对基本成分聚集度的影响较小。应用两种方法进行检验的结果表明:药后时间序列内,田间残虫的空间分布趋向聚集分布,药效对种群密度的降低作用对相对聚集度的影响较小。

表 2 药剂处理区残留蝗虫的聚集度指标

Table 2 Spatial pattern indexes of residual grasshoppers in sprayed zone							
药后天数 Days post application (d)	均数 Mean (m)	平均拥挤度 Mean crowding (m*)	扩散型指数 Diffusion index (I _δ)	聚集度指标 Aggregation index (C _A)	扩散系数 Diffusion coefficient (C)	聚集度指数 Mean crowding/Mean (m*/m)	分布型 Distribution pattern
5	5.080	4.795	0.951	-0.053	0.730	0.944	均匀 Even
10	3.320	3.386	1.033	0.026	1.087	1.020	聚集 Aggregated
15	2.780	2.806	1.024	0.017	1.047	1.010	随机 Random
20	2.020	2.376	1.202	0.190	1.384	1.176	聚集 Aggregated
25	1.320	1.303	1.018	0.002	1.003	0.987	随机 Random
30	1.680	1.738	1.060	0.047	1.080	1.035	聚集 Aggregated
35	1.280	1.281	2.313	1.277	2.635	1.000	随机 Random
40	0.940	1.064	1.181	0.156	1.147	1.132	聚集 Aggregated

3.3 绿僵菌感染致死僵虫的聚集度指标及检验

药剂处后僵虫的聚集度指标见表 3。多个指标显示,僵虫在不同时间的分布型为均为聚集分布。Taylor 幂系数法拟合后方程为: $\lg s^2 = 0.2782 + 1.1462 \lg m$, 相关系数 $r = 0.9610$, 相关关系极显著, $\lg a = 0.2782 < 0$, $b = 1.1462 > 1$, 僵虫在田间的分布

型为聚集分布, 聚集度强度和密度有关。改进的 Iwao 模型法统计后得分布方程为: $m^* = -0.3006 + 5.8850 m - 5.5552 m^2$, 相关系数 $r = 0.8242$, 相关关系显著; $\alpha' = -0.3006 < 0$, 表明个体间相互排斥; $\beta' = 5.8850 > 1$, 分布型为聚集分布; γ 值较大, 僵虫密度的变化对聚集度的影响较大。

表 3 处理区僵虫的聚集度指标
Table 3 Spatial pattern indexes of cadavers in sprayed zone

药后天数 Days post application (d)	均数 Mean (m)	平均拥挤度 Mean crowding (m*)	扩散型指数 Diffusion index (I _δ)	聚集度指标 Aggregation index (C ₄)	扩散系数 Diffusion coefficient (C)	聚集度指数 Mean crowding/Mean (m*/m)	分布型 Distribution pattern
5	0.120	0.500	3.717	2.098	1.252	2.778	聚集 Aggregated
10	0.680	1.118	1.738	0.687	1.467	1.644	聚集 Aggregated
15	0.560	1.429	2.716	1.619	1.907	2.551	聚集 Aggregated
20	0.520	0.211	2.294	1.206	1.627	2.071	聚集 Aggregated
25	0.320	0.875	3.022	1.834	1.587	2.734	聚集 Aggregated
30	0.360	1.333	4.040	2.816	2.014	3.704	聚集 Aggregated
35	0.500	0.857	2.599	1.496	1.748	2.400	聚集 Aggregated
40	0.300	0.182	3.530	2.295	1.688	3.111	聚集 Aggregated

3.4 聚集原因分析

选取处理区和病死僵虫聚集分布的数据, 用比例内插法计算出 r 值后代入聚集均数公式得出: 处理区的聚集均数 $\lambda = 3.784 > 2$, 表明施药后存活残虫的聚集原因应从环境和自身两方面考虑; 病死僵虫的 $\lambda = 0.242 < 2$, 表明僵虫的聚集由环境因素造成。

4 讨论

4.1 对照区混合种群的空间分布

本试验开始于 7 月初结束于 8 月底, 在此期间试验地蝗虫种群中大部分种: 毛足棒角蝗、白边雏蝗、宽须蚁蝗、宽翅曲背蝗、条纹鸣蝗、轮纹异痂蝗等均已成虫。不同种个体群间均匀分布, 个体群中个体间相互吸引, 个体的活动为交配、产卵; 优势种蝗虫毛足棒角蝗、白边雏蝗已过盛发期, 虫口密度开始下降, 致使混合种群密度逐渐降低, 但是种群密度的变化对聚集强度的影响不大, 表 1 显示聚集度指数的时序变化比较稳定, 波动较小, 这与检验模型反映的结果相吻合。

4.2 药剂处理区混合种群的空间分布

在本研究中, 混合种群的校正虫口减退率施药后 5 d 可达 51.5%、15 d 达 71.2%、25 d 后达 85.2%, 校正虫口减退率在施药前期增长较快, 后期增长逐渐变慢; 对蝗虫种群的控制效果理想, 并且

调查中没有发现蝗虫天敌感病死亡现象。

绿僵菌药剂处理后, 田间蝗虫为健康蝗虫和染病后未死蝗虫的混合体, 蝗虫感染绿僵菌疾病后症状表现为跳跃能力下降, 活动迟缓。表 2 显示: 施药后第 15 天, 25 天, 35 天施药区内残留蝗虫的分布型为随机分布; 相同时间对照区混合种群的空间分布为均匀分布。这些时刻校正虫口减退率增长速度较快, 大部分蝗虫染病后点片状死亡, 从而种群分布型改变, 残留蝗虫个体间相互独立, 分布比较稀疏, 这也体现了绿僵菌油剂良好的防治效果。施药后第 10 天, 20 天, 30 天, 40 天区内小面积上出现较高的密度, 形成嵌镶型集团, 残留蝗虫的空间分布型为聚集分布; 聚集均数 $\lambda = 3.784 > 2$, 聚集原因应从环境和自身多方面考虑。笔者认为, 施药后蝗虫感染疾病的时间不同导致死亡时间有前有后, 以及施药区外蝗虫向区内迁移导致区内局部点片虫口密度较高都可能是聚集的原因。

施药后, 田间残留蝗虫随机分布和聚集分布在不同调查时间点交错出现, 聚集分布的时间点多于随机分布, 用改进的 Iwao 模型和 Taylor 幂法则两种方法来检验施药后整个调查期的分布型, 得出田间残留蝗虫的分布型在整个调查期内更趋向于聚集分布。

4.3 感染致死僵虫的空间分布

试验观察发现, 施药 5 d 后田间开始出现死虫, 蝗虫死亡 2~3 d 后失水形成僵虫, 病症表现为尸体

头部颊区、胸部腹板、腹部侧面呈现明显的红褐色, 7 d 后会从体表骨片并接的缝处产生绿色粉状孢子。

调查发现试验地域存在多种蝗虫的捕食性天敌, 在采样中经常遇到毛腿沙鸡 *Syrhaptus paradoxus* Palla 群集捕食蝗虫、蚂蚁围食死虫的现象。调查数据也显示, 虽然蝗虫的死亡率很高, 但是施药区内僵虫的密度很低, 远小于实际死亡的水平, 这是天敌取食的结果。Arthurs(2001)报道, 天敌的捕食行为及环境的降解作用对染病蝗虫的消除率大于 90%。整个调查时段, 僵虫密度出现两次高峰, 分别在第 10 天和第 35 天; 说明施药后蝗虫种群出现过两次死亡高峰。人工施药散菌时蝗虫被动直接接触病原, 对比后期的取食等二次侵染的途径(Lomer *et al.*, 2001), 蝗虫接触病原的概率更大, 所以施药时同批感染疾病的蝗虫数量较多, 染病后蝗虫在第 10 天集中死亡, 僵虫数量达第一次高峰; 前期的感染率高也是校正虫口减退率在前期增加较快的原因。死亡高峰过后, 由于病原体的持续作用使残留蝗虫继续感染疾病, 校正虫口减退率的增加变缓, 田间僵虫数量逐渐下降; 持续性感感染致使蝗虫在第 35 天时僵虫数量出现二次跃升, 但是对比第一次峰值有所降低, 说明后期的感染率较前期的低。在其他的 研究中(雷仲仁等, 2003; Kassa *et al.*, 2004), 也得到了随着时间的推移蝗虫疾病感染的总体水平降低的结论, 并且认为这与残留蝗虫数量和病原体活性有关(Alves *et al.*, 1998)。

药后僵虫不同时间的聚集度指标整理后如表 3, 各时间点的空间分布型均为聚集分布, 两种模型的结果都显示, 僵虫聚集度强弱和僵虫的密度有关; 僵虫的聚集度指数 $\lambda = 0.242 < 2$, 聚集是环境因素造成。但是, 笔者在数据分析中发现, 僵虫密度较低条件下, 取样数较少造成空样本数量相对较多, 导致结果产生聚集分布的假象。

人为制造疾病流行或诱导自然发生疾病使之流行起来是昆虫微生物防治的目的, 病原在宿主种群中能否长期存活与病原的扩散能力有关, 病原扩散是多种方式的复杂作用, 同时扩散能力又是评定疾病流行潜力的重要因子。蝗虫染病死亡过程是绿僵菌孢子接触虫体、孢子萌发、菌丝增殖、毒素致死的一系列过程, 蝗虫在这个时段内的迁飞移动、取食交配等行为是病原扩散传播的主要方式之一。理论上, 染病未死蝗虫携病原运动可以促使疾病的扩散, 但现今还没有病原扩散角度的流行病学报道。

孢子循环作用可以引发疾病二次传播, 已有研

究证实, 绿僵菌孢子可以存活于虫尸中, 并且引发疾病季节间传染(Thomas *et al.*, 1996; Arthurs and Thomas, 1999)。病原的传播能力在一定程度上还取决于寄主和病原体的接触概率, 而接触概率又取决于寄主和病原体的密度及空间分布类型(武颀文和夏乃斌, 1983); 疾病季节间流行中僵虫是病原循环、储存的载体, 条件适宜产孢后, 病原体的分布将与僵虫的分布一致, 是潜在的侵染源。

致谢 匿名审阅者给予了耐心细致的评阅, 提出了中肯的修改意见, 作者对此表示深深的谢意。

参 考 文 献 (References)

- Arthurs SP, Thomas MB, Lawton JL, 2001. Seasonal patterns of persistence and infectivity of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* in grasshopper cadavers in the Sahel. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 100 (1): 69–76.
- Arthurs SP, Thomas MB, 1999. Factors affecting horizontal transmission of entomopathogenic fungi in locusts and grasshoppers. *Asp. Appl. Biol.*, 53: 89–98.
- Alves RT, Bateman RP, Prior C, Leather SR, 1998. Effects of simulated solar radiation on conidial germination of *Metarhizium anisopliae* in different formulations. *Crop Protection*, 17(8): 675–679.
- Ding YQ, 1994. *Insect Mathematic Ecology*. Science Press, Beijing. [丁岩钦, 1994. 昆虫数量生态学. 北京: 科学出版社. 47–56]
- Food and Agriculture Organization, 1998. Evaluation of field trial data on the efficacy and selectivity of insecticides on locusts and grasshoppers. Reported by the FAO Locust Pesticide Referee Group. Locust Pesticide Referee Group Meet. 7th. Rome, Italy. 1–24.
- Hooper GHS, Milner RJ, Spurgin PA, Prior C, 1995. Initial field assessment of *Metarhizium flavoviride* Gams and *Rozsypal* (Deuteromycetina: Hyphomycetes) for control of *Chortoicetes terminifera* (Walker) (Orthoptera: Acrididae). *J. Aust. Entomol. Soc.*, 34: 83–84.
- Kassa A, Stephan D, Vidal S, Zimmermann G, 2004. Laboratory and field evaluation of different formulations of *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* submerged spores and aerial conidia for the control of locusts and grasshoppers. *BioControl*, 49(1): 63–81.
- Lomer CJ, Bateman RP, Johnson DL, Langewald J, Thomas M, 2001. Biological control of locusts and grasshoppers. *Annual Review of Entomology*, 46: 667–702.
- Langewald J, Ouambama Z, Mamadou A, Peveling R, Stolz I, Bateman R, Attignon S, Blanford S, Arthurs S, Lomer C, 1999. Comparison of an organophosphate insecticide with a mycoinsecticide for the control of *Oedaleus senegalensis* (Orthoptera: Acrididae) and other Sahelian grasshoppers at an operational scale. *Biocontrol Sci. Technol.*, 9(2): 199–214.
- Lei ZR, Wen JZ, Tan ZH, Wang Y, Xie ZG, Li SG, Wu DH, 2003. Field trial with *Metarhizium* oil liquid for controlling *Locusta migratoria manilensis* (Meyen). *Plant Protection*, 29(1): 11–19. [雷仲仁, 问

- 锦曾, 谭正华, 王音, 谢志庚, 李顺功, 吴福海, 2003. 绿僵菌油剂防治东亚飞蝗田间试验. 植物保护, 29(1): 11–19]
- Magalhães BP, Lecoq M, Faria MR, Schmidt FGV, Guerra WD, 2000. Field trial with the entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* against bands of the grasshopper *Rhammatocerus schistocercoides* in Brazil. *Biocontrol Sci. Technol.*, 10(4): 427–441.
- Price RE, Bateman RP, Brown HD, Butlera ET, Müller EJ. 1997. Aerial spray trials against brown locust, *Locustana pardalina* (Walker), nymphs in South Africa using oil-based formulations of *Metarhizium flavoviride*. *Crop Protection*, 16(4): 345–357.
- Peveling R, Attignon S, Langewald J, Ouambama Z, 1999. An assessment of the impact of biological and chemical grasshopper control agents on ground-dwelling arthropods in Niger, based on presence/absence sampling. *Crop Protection*, 18(5): 323–329.
- Smits JE, Johnson DL, Lomer CJ, 1999. Avian pathological and physiological responses to dietary exposure to the fungus *Metarhizium flavoviride*, an agent for control of grasshoppers and locusts in Africa. *Journal of Wildlife Diseases*, 35(2): 194–203.
- Siegel JP, 1997. Testing the pathogenicity and infectivity of entomopathogens to mammals. In: Lacey LA ed. *Manual of Techniques in Insect Pathology*. Academic Press, New York. 325–336.
- Thomas MB, Wood SN, Solorzano V, 1999. Application of insect-pathogen models to biological control. In: *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge University Press, London. 368–384.
- Wu JW, Xia NB, 1983. Analyzing of insect epidemic diseases. *Journal of Beijing Forestry College*, 4: 52–61. [武覬文, 夏乃斌, 1983. 关于昆虫流行病的分析. 北京林学院学报, 4: 52–61]
- Xu RM, Liu LF, Ding YQ, 1984. Improved Iwao's regression method. *Acta Ecologica Sinica*, 4(2): 111–118. [徐汝梅, 刘来福, 丁岩钦, 1984. 改进型 Iwao m^*-m 模型. 生态学报, 4(2): 111–118]
- Zhang ZH, Gao S, Zhang GY, Wang Y, Yang BD, Zhang ZR, Zheng SY, Wang ML, 2000. Using *Metarhizium flavoviride* oil spray to control grasshoppers in Inner Mongolia Grassland. *Chinese Journal of Biological Control*, 16(2): 49–52. [张泽华, 高松, 张刚应, 王扬, 杨宝东, 张卓然, 郑双悦, 王梦龙, 2000. 应用绿僵菌油剂防治内蒙古草原蝗虫效果. 中国生物防治, 16(2): 49–52]

(责任编辑: 袁德成)